

Recebido em 7 de Maio de 1991

Acerca dos conceitos de dominância (e controlo) apical, acrotonia, basitonia e mesotonia(*)

por

L.O.M. DA COSTA E SOUSA

Professor Catedrático Jubilado do Instituto Superior de Agronomia

Bolsheiro do Instituto Nacional de Investigação Científica

RESUMO

Para apoio a trabalho em curso e motivação de futuros trabalhos, faz-se uma revisão crítica dos seguintes pontos:

- As acepções de dominância apical e a unificação possível; acrotonia, basitonia e mesotonia; noção de prioridades ("préséances") entre os gomos.
- Contestação à hipótese de uma dominância basal.
- Grau de dominância apical nas relações com o número de lançamentos laterais.
- A questão da dominância apical nas relações com a forma da planta, particularmente no caso da planta lenhosa.

(*) Trabalho realizado em 1987 no âmbito da actividade do Centro de Produção Agrícola da Universidade Técnica de Lisboa.

RÉSUMÉ

Pour clarifier une étude en cours et encourager de nouvelles études, on fait une revision critique sur les points suivants:

- Les acceptions de dominance apicale et l'unification possible; acrotonie, basotonie et mesotonie; la notion de préséances entre les bourgeons.
- Contestation de l'hypothèse d'une dominance basale.
- Degré de dominance apicale dans les relations avec le nombre de pousses latéraux.
- La question de la dominance apicale dans les relations avec la forme de la plante, en particulier dans le cas des espèces ligneuses.

SYNOPSIS

In order to clarify work being undertaken at present and to encourage future lines of work, the following points are discussed:

- The meaning or sense of apical dominance and the possible unifying view; acrotony, basitony and mesotony; and the notion of priorities ("préséances") between buds.
- A criticism of the basal dominance hypothesis.
- Degree of apical dominance and its correlation with the number of lateral shoots.
- Apical dominance as related to the shape of the plant, particularly in the case of woody species.

1. NOTA INTRODUTÓRIA

No decurso da preparação de alguns escritos implicando o uso da terminologia titulada, e sobretudo depois da leitura do artigo de FORD (1985), chegou-se à conclusão de que seria conveniente, se não mesmo necessário, reunir e na medida do possível otimizar conceitos que, além de bibliograficamente dispersos, são muitas vezes antagónicos, consoante os autores ou as escolas.

Para além deste objectivo circunstancial, pretende-se facultar aos utilizadores dos conceitos em causa, nomeadamente os interessados na fisiologia da poda e da empa, acesso a terminologia pouco divulgada em língua portuguesa. Ao mesmo tempo, pensa-se que a condensação agora efectuada poderá oferecer aos fisiologistas uma base de partida para o melhor ajustamento de uma matéria de fisiologia vegetal aplicada de importância fundamental no âmbito da fitotecnia, mormente da Arboricultura fruteira e florestal.

O desproporcionado apoio bibliográfico e, inclusive, a citação de trabalhos que não puderam ser directamente consultados, têm como objectivo facilitar revisão mais completa e mais sistematizada do que a presente.

2. DEFINIÇÕES E CONCEITOS

2.1. UMA DEFINIÇÃO IMPRECISA DE DOMINÂNCIA APICAL

Na mais sintética acepção, chama-se dominância apical à “inibição do abrolhamento das gemas laterais pela gema terminal do caule” (SALISBURY & ROSS, 1978; McDANIEL, 1982; MOREIRA, 1983/84). Mas uma tal acepção levanta três reparos fundamentais:

- a) O facto de o termo *gema*, como o de *gomo*, serem usados em sentidos vários quanto à natureza (vegetativa, floral ou mista); quanto ao período de evolução e latência (“pronta”, “hibernante”, “dormente”, ou terminologia equivalente) e daí quanto à sua localização no caule (VASCONCELLOS, 1969; SOUSA, 1978).
- b) A desconcertante circunstância de os mesmos vocábulos (*gema* ou *gomo*) aparecerem, umas vezes a designar o estado embrionário de um ramo, outras vezes a indicar o meristema apical do ramo em crescimento (GOURLEY & HOWLET, 1941; BONNER & GALSTON, 1952; KRAMER & KOZLOWSKI, 1960; JANICK, 1963; LEOPOLD, 1964; PHILLIPS, 1975; WESTWOOD, 1978; POINCELOT, 1980; HARRIS, 1983; FORD, 1985). Daqui que o fenómeno tanto possa atribuir-se ao ramo de um ano como ao ramo do ano. Mas se tivermos em conta que não faz sentido classificar de *gomo* (ou *gema*) o vértice vegetativo

de um ramo em crescimento, como claramente decorre de KRAMER & KOZLOWSKI (l. cit.), LEOPOLD (l. cit.), ABBOTT (1970), MEYER *et al.*, 1973, WESTWOOD (l. cit.) e FORD (l. cit.), pelo menos para o caso das plantas lenhosas, então a noção de dominância apical passará a ficar limitada ao ramo de um ano.

- c) A imprecisão de "gema terminal", que tanto pode significar uma gema apical como uma gema tornada terminal por eliminação do ápice do ramo – aspecto este de relevante importância na tecnologia da poda, sabendo-se de mais a mais que, além do bem conhecido caso da videira, vários géneros de árvores perdem o vértice apical no fim do primeiro período da actividade vegetativa (ZIMMERMAN & BROWN, 1971).

2.2. RESTRIÇÃO DO CONCEITO DE DOMINÂNCIA (OU CONTROLO) APICAL AO RAMO DO ANO EM ALONGAMENTO. CONCEITOS DE BASITONIA, MESOTONIA E ACROTONIA

Define-se, frequentemente, dominância apical como a inibição, total ou parcial, dos gomos ou meristemas vegetativos laterais pelo ápice do caule em crescimento (por exemplo: BONNER & GALSTON, 1952; JANICK, 1963; LEOPOLD, 1964; PHILLIPS, 1975; LANGENHEIM & THIMANN, 1982). Relaciona-se, assim, a inibição dos gomos laterais com o próprio alongamento do ramo, a materializar o conhecimento de que as concentrações de auxina óptimas para o crescimento do caule inibem o crescimento e o desenvolvimento dos gomos (THIMANN, 1937). Por outras palavras, os gomos laterais permanecem por desenvolver à medida que o ramo principal está em alongamento; quando o alongamento decresce ou termina, alguns dos gomos laterais podem desenvolver-se, geralmente os mais afastados do ápice (CALDEIRA, 1977; LANGENHEIM & THIMANN (l. cit.)). Enquanto uma dominância total dá origem a um caule não ramificado, o seu enfraquecimento, geralmente a *partir da base* durante o ciclo vegetativo, origina uma ramificação chamada *basítona* na medida em que as ramificações mais vigorosas se localizam na base, diminuindo mais ou menos gradualmente no sentido da extremidade do caule. Pode nalgumas plantas ocorrer a formação de dois andares de ramificações, um na base (ramificação *basítona*) e outro na parte média do caule (ramificação *mesótona*) como acontece no grão de bico

(HUGON, 1967; CHAMPANHAT, 1969a). De acentuar, porém, desde já, que raras vezes se observa um gradiente decrescente do vigor das ramificações no sentido do ápice do caule.

Pode acontecer que, depois da formação de um primeiro andar basal (basitonía), se venha a organizar um andar terminal (CASTRO, 1987a). Mas, a constituir argumento contra o critério de se considerar *gomo* ou *gema* o próprio meristema apical do ramo em crescimento, não se costuma falar, nestes casos, de *acrotonia*, não obstante a habitual predominância da extremidade do ramo suporte.

O grau ou intensidade da dominância apical depende das características genéticas, das condições nutritivas e do vigor e pode variar ao longo do ano (CHAMPANHAT, 1965b, 1969a; LANGENHEIM & THIMANN, 1982; MULLINS, 1965).

A determinação genética do grau de dominância apical está contida no termo *sui-ramificação* ("self-branching") para significar o comportamento das plantas que se ramificam naturalmente sem necessidade de despona ("pinch" ou "pinching") (LARSON, 1980).

2.3. GENERALIZAÇÃO DO CONCEITO DE DOMINÂNCIA APICAL A QUALQUER PARTE DO CAULE NAS PLANTAS PERENES E VIVAZES

Quando transposta para o caso das plantas perenes, a referida acepção de dominância apical (inibição dos gomos laterais pelo ápice vegetativo do ramo em crescimento) implica a sua restrição ao ramo do ano. Esta é, de facto, a interpretação apresentada por BALDINI (1973) para significar, nas fruteiras lenhosas, o total bloqueio dos olhos laterais do ramo ou a evolução de alguns deles, com a consequente formação das chamadas "ramificações antecipadas" ("feathers" ingl., LUCKWILL, 1981). Idêntico sentido é pontualmente proposto por alguns autores quando, a propósito da relação entre a dominância apical e o hábito de ramificação natural da copa das árvores, utilizam "dominância apical" para significar o grau de inibição dos gomos e ramificação do lançamento em crescimento, reservando a expressão "controlo apical" para designar as condições fisiológicas que dão expressão à forma da copa (BROWN *et al.*, 1967; ZIMMERMAN & BROWN, 1971; HARRIS, 1983). Maior limitação é ainda feita, nesta mesma linha de estudo, ao utilizar-se a noção de

dominância apical estritamente no sentido da inibição dos gomos laterais do ano corrente, para atribuir a inibição do alongamento das ramificações ao "controlo apical", definido agora como a "parcial ou completa inibição das ramificações por influência de um ou mais ápices distais" (FORD, 1985).

A contradição terminológica, já patente nestas duas versões, aumenta perante a quase totalidade dos estudos sobre dominância apical efectuados em plantas perenes e vivazes.

Pelo que respeita a plantas lenhosas, desde os clássicos trabalhos de VÖCHTING (1878) até aos modernos trabalhos efectuados na escola do gravimorfismo (WAREING & NASR, 1958, 1961; MULLINS, 1965; WAREING, 1970; KULASEGARAM & KATHIRAVETPILAI, 1972; MYERS & FERREE, 1983), a informação adquirida na área da dominância apical assenta essencialmente no estudo do comportamento de ramos ou plantas de um ano de idade.

A noção de dominância apical tem sido mesmo aplicada ao tronco das árvores novas para justificar, por um lado, a inibição dos chamados gomos "dormentes" (latentes durante mais de um ciclo vegetativo) (KRAMER & KOZLOWSKI, 1960; CHAMPANHAT, 1965b) e até a não formação de gomos adventícios na árvore intacta; e, por outro lado, as respectivas desinibição e diferenciação após a decapitação do tronco (CHAMPANHAT, 1965b).

Pelo que respeita a plantas herbáceas vivazes, é em termos de dominância apical que tem sido estudada a regeneração de fragmentos de rizomas, por vezes sem ápice terminal, destacados da planta mãe e sem identificação da idade (MOREIRA, 1976, 1983/84).

2.4. AS OPTIMIZAÇÕES POSSÍVEIS TENDO PARTICULARMENTE EM VISTA O CASO DAS ESPÉCIES LENHOSAS CADUCIFÓLIAS

a) O conceito básico de dominância apical pressupõe a manifestação de uma *inibição correlativa* entre meristemas vegetativos e/ou os respectivos lançamentos (LEOPOLD, 1964; CHAMPANHAT, 1969a; MEYER *et al.*, 1973). Conquanto seja hoje geralmente aceite a natureza hormonal da inibição por correlação, há ainda autores que continuam a defender a "hipótese nutritiva" da diversão dos nutrientes, posta inicialmente por GOEBEL a partir de 1880 (cit. CHAMPANHAT, 1965b e PHILLIPS, 1975) e segundo a qual o ápice caulinar inibe os gomos laterais por chamar em seu proveito os nutrientes vindo

das raízes e das folhas.

Nesta ordem de ideias, a definição de dominância apical no sentido estrito de "inibição dos gomos laterais pela auxina" (POINCELOT, 1980; HARTMAN *et al.*, 1981) é errônea. Em primeiro lugar porque confunde o fenómeno em si mesmo com as suas complexas causas. Em segundo lugar porque, no âmbito da mera interpretação hormonal, de há muito se sabe que, tanto nas plantas lenhosas como nas próprias plantas herbáceas, além da auxina, outras hormonas endógenas participam no processo da dominância apical, como sejam as citocininas, o etileno, as giberelinas e o ácido abscísico (WICKSON & THIMANN, 1958; SMITH & WAREING, 1964; WESTWOOD, 1978; RICHARDS, 1980, 1983; MOREIRA, 1983/84; HARRISON & KAUFMAN, 1984).

A este respeito, é extremamente curiosa a maneira como SACHS & THIMANN (1967), cit. BROWN *et al.* (1967), encaram o problema da auxina e da citocinina: "O mecanismo da dominância apical é primeiramente promovido pelos efeitos da citocinina na libertação dos gomos laterais da inibição por um ápice activo, e secundariamente pelo papel da auxina na promoção do alongamento dos entre-nós".

Uma vez que a versão hormonal da dominância apical pressupõe a interacção de diversas hormonas – umas inibidoras e outras estimuladoras do abrolhamento – falar hoje em "hipótese da inibição hormonal", no sentido de dominância apical (MOREIRA 1983/84), presta-se a confusão. Melhor se dirá "hipótese hormonal da dominância apical", tanto mais que o fenómeno implica dois aspectos: um de inibição e outro de desinibição dos gomos (CHAMPANHAT, 1969a; THIMANN 1972; LANGENHEIM & THIMANN, 1982). Acresce que uma hipótese de inibição hormonal se põe também a propósito da verdadeira *dormência*, que, como recordaremos, tem sido indevidamente confundida com a dominância apical.

b) O facto de se saber que o efeito da dominância apical depende da interacção da raiz com o caule, põe em causa a doutrina defendida por VÖCHTING (1878) e segundo a qual o comportamento dos ramos dos vegetais lenhosos para o abrolhamento e ramificação era o mesmo, quer estivessem ou não desligados da planta mãe. Mas a contestação a nível experimental é dada sobretudo pelas observações em rizomas, as quais têm mostrado que, pelo menos em certas espécies, a manutenção da dominância requer o fornecimento de uma ou mais substâncias da planta mãe, e que, inclusivamente, a

separação de um rizoma plagiotrópico, da planta mãe, pode resultar no levantamento do rizoma (PHILLIPS, 1975; MOREIRA, 1983/84).

Daqui, como sugere MOREIRA (1983/84), que o conceito de dominância apical deva ser unicamente aplicado a ramos ligados à planta mãe; o comportamento de ramos dela destacados é mais bem interpretado em termos de polaridade.

c) A correcta noção de *dominância apical* (no sentido de inibição correlativa) é amiúde prejudicada por uma pretensa simplificação que considera a *inibição correlativa* como tipo de *dormência*, tomando esta no sentido genérico de estado de aparente inactividade dos gomos ou da planta (DOORENBOS, 1953; MEYER, ANDERSON & BOHIMG, 1965; WESTWOOD, 1978; WILLIAMS *et al.*, 1979). Esta confusão começa por estar presente na nomenclatura americana dos gomos, que classifica de *dormentes* os gomos *hibernantes* na terminologia de VASCONCELLOS (1969) e cuja dormência implica prévia inibição por efeito da *dominância apical*. Mas mais estranho é que aquela terminologia seja tacitamente adoptada por autores como HARRIS (1983), que fazem questão de restringir o conceito de dominância apical ao ramo do ano em crescimento, precisamente para excluir os efeitos da posterior dormência (BROWN *et al.*, 1967).

Ora, independentemente de ser ou não ser possível distinguir os respectivos efeitos, uma coisa é a inibição por correlação entre gomos (dominância apical) e outra a inibição intrínseca dos próprios gomos (dormência), quer esta seja *imposta* por condições desfavoráveis do meio ambiente, quer seja *endógena*, verificada nas caducifólias da Zona Temperada e nas plantas herbáceas vivazes (JANICK, 1963; BROWN *et al.*, 1967; CHAMPANHEAT, 1969a; ABBOTT, 1970; MOREIRA, 1976; SAURE, 1985).

No sentido de tornear as dificuldades da terminologia de DOORENBOS (1953), mais geralmente seguida, SAURE (1985) considera as seguintes fases:

- *Pré-dormência*: Estado durante o qual os gomos laterais são directamente impedidos de abrolhar pela extremidade do ramo em crescimento e/ou pelas folhas adjacentes. A paragem final do crescimento dos gomos apicais, enquanto as condições são ainda favoráveis ao crescimento, é o resultado de uma inibição indirecta provocada por um mecanismo de "feedback" negativo entre caules e raízes: fases de activo crescimento do caule (ou de rápido desenvolvimento do fruto)

provocam uma redução de crescimento da raiz, a qual por sua vez reduz o crescimento do caule. Em consequência, a pré-dormência pode ser considerada como a expressão de uma directa ou indirecta *inibição correlativa*.

- *Verdadeira dormência* ("rest"), em que a fonte de inibição está localizada nos gomos, e pode ser considerada como a expressão de uma *inibição endógena*.
- *Dormência imposta* ou *pós-dormência*: Inibição do abrolhamento em *virtude de condições ambientais adversas*, especialmente baixa temperatura, depois de terminada (ou "quebrada") a verdadeira dormência.

De acordo com critério anteriormente apresentado (SOUSA, 1977/78), com base em KRAMER & KOZLOWSKI (1960), é de notar, porém, que a noção de "dormência imposta" não deve ser reservada unicamente à inibição dos gomos por temperaturas inferiores ao chamado "zero de vegetação" (BRANAS *et al.*, 1946), pois idêntica inibição pode ocorrer no Verão dos climas temperados em consequência da secura e/ou de temperaturas extremamente elevadas. Isto acontece, inclusivamente, com as citrinas perenifólias (COGGINS JR. & HIELD, 1968), as quais, segundo YOUNG (1970), não têm verdadeira dormência. É evidente que a "dormência de Verão", usada na terminologia de DOORENBOS (1953), no sentido de dominância apical, não traduz o mencionado estado de dormência imposta.

Conforme documenta SAURE (1985), a inibição correlativa, actuando na fase da pré-dormência, continua a manifestar-se, embora com intensidade gradualmente decrescente, durante os primeiros estados da fase da verdadeira dormência.

Por outro lado, como também é posto em evidência por SAURE (l. cit.), a dominância apical ocorre no ciclo vegetativo seguinte, ou seja, no ramo de um ano, na fase da pós-dormência ou mesmo nos casos de dormência não completamente quebrada por falta de frio e outras condições climáticas ou meteorológicas.

É significativo referir que, ao tratar do tema "correlação entre os gomos", CHAMPANHAT (1969a) começa por exemplificar o fenómeno da dominância apical precisamente no caso do ramo de um ano dos vegetais lenhosos, dizendo:

"Após a retomada de vegetação, alguns (gomos), cuja posição é geralmente apical, desenvolvem-se em ramificações mais ou menos longas, enquanto outros, em geral junto da base, não evoluem. Eles

crecem contudo se, quando do abrolhamento, se suprimem os primórdios mais favorecidos. Pode, portanto, pensar-se que, no ramo inteiro, estes últimos são responsáveis pela inibição. Por causa da sua posição, fala-se de dominância apical”.

Como corolário desta interpretação, o atarraque do ramo de um ano (ou do ano anterior) na poda de Inverno tem sido encarado como prática de contrariar ou “enfraquecer” a dominância apical, promovendo a ramificação e diminuindo a extensão da zona inibida (CHAMPANHAT, 1965b, 1969a; WARING, 1970; BARLOW, 1970).

Não obstante, a referida interpretação, em termos de mera dominância apical, só é correcta no caso de espécies que não tenham dormência ou no caso de esta ter sido totalmente “quebrada” por suficiente arrefecimento (e outras condições climáticas ou meteorológicas adjuvantes) (SAURE, 1985). Só nestas condições é legítimo atribuir a inibição dos olhos exclusivamente ao efeito de dominância apical, sem participação da inibição por dormência endógena dos gomos. Só nestas condições, também, é aceitável doutrina apresentada para a videira, segundo a qual a capacidade de crescimento dos olhos é, na fase do pré-abrolhamento, progressivamente mais elevado do que na fase da pré-dormência (POUGET, 1963; BOUARD & POUGET, 1971).

Conforme testemunha SAURE (1985), o abrolhamento não é, por si só, índice de total quebra da verdadeira dormência. Independentemente de o facto estar ou não relacionado com o gradiente acrópeto da instalação da dormência (BUGNON & BESSIS, 1968; CHAMPANHAT, 1969a; BOUARD & POUGET, 1971; CHAMPANHAT *et al.*, 1975; SAURE, 1985), sabe-se que, em condições de limitado arrefecimento, os olhos terminais (menos exigentes em frio) podem abrolhar muito antes dos gomos laterais (SAURE, 1985).

Daqui dizer-se que a dormência e a inibição correlativa estão estreitamente ligadas (CHAMPANHAT, 1969a); e, inclusivamente, que a “dominância apical é mais forte em climas de insuficiente arrefecimento do que em climas mais frios” (SAURE, 1985), o que significa tomar-se por manifestação de dominância apical o que, na verdade, é o resultado da interacção da dominância apical e da dormência.

Pelo que respeita à inibição dos gomos “dormentes” ou “latentes” na chamada madeira velha, embora seja impossível excluir uma hipotética influência da parte aérea em termos de “controlo apical” proposto por BROWN *et al.* (1967), não se encontra prova experimental de que essa inibição seja uma manifestação da

dominância apical. Curiosamente, relaciona-se a possibilidade da sua evolução, na árvore intacta, com o facto de esses gomos, menos desenvolvidos, estarem menos sujeitos ao mecanismo da inibição pela verdadeira dormência (SAURE, 1985). Por outro lado, considera-se que a evolução de tais gomos em plantas provenientes de semente ou enxertadas em porta-enxertos de origem seminal é uma manifestação do carácter juvenil. A formação de ramos "epicórmicos" (os nossos "ramos ladrões"), em consequência da poda severa ou do tratamento com citocininas (HACKETT, 1985), sugere uma influência, não da parte aérea, mas sim do sistema radical.

Quanto à formação de gomos adventícios, tal como era de prever, nada justifica a sua relação com a dominância apical. Como é sabido, trata-se de gomos prontos diferenciados a partir da calos cicatriciais, cuja formação constitui também um processo de rejuvenescimento (HACKETT, 1985).

2.4.1. AS RAZÕES QUE LEVAM A RESTRINGIR A ACEPTÃO DE DOMINÂNCIA APICAL À UNIDADE RAMO E A ALARGAR A DE CONTROLO APICAL À UNIDADE PLANTA

Em resumo e pelo menos no que respeita às plantas lenhosas, pode afirmar-se que, num mesmo ramo, o fenómeno da dominância apical tanto ocorre no primeiro como no segundo ciclo vegetativo. O único motivo que poderia justificar o critério da restrição do conceito ao ramo do ano seria o de pretender separar os efeitos inibitórios da dominância apical e da dormência, partindo do princípio de que no primeiro ciclo vegetativo o grau de inibição dos olhos laterais seria condicionado apenas pela dominância apical, e que, no segundo, o seria pela dormência e pela dominância apical. Mas o critério é contrariado pelo conhecimento de que a dormência se pode instalar antes de terminado o crescimento do ramo do ano e, por outro lado, poder estar completamente quebrada na altura da retomada da actividade no segundo ciclo vegetativo (CHAMPANHAT, 1954a, 1969a; SAURE, 1985).

O conceito de dominância apical estritamente no sentido da inibição dos olhos laterais do ramo do ano corrente, independentemente do tipo de ramificação, pretendida por FORD (1985) com base em PHILLIPS (1975), não está patente no contexto da revisão deste autor. Pelo contrário, ao fazer o estudo do "controlo apical da ori-

entação de órgãos laterais" (relativamente ao eixo longitudinal da planta), considera a dominância apical como um dos factores dessa orientação.

É curioso que LEOPOLD (1964), sem referir o pretendido conceito específico do "controlo apical", dá deste uma clara imagem, com a vantagem de nele admitir a componente radical. Com efeito, depois de agrupar os efeitos da dominância apical em três classes (inibição da ramificação, regulação do crescimento dos ramos, "controlo" dos ângulos de inserção), afirma: "Em cada uma destas classes de efeitos, a extremidade do caule (ou da raiz) parece contribuir para o padrão de crescimento das partes da planta mais afastadas".

O que acontece é que, numa mesma planta, o grau de dominância apical não tem de ser, e geralmente não é, o mesmo no primeiro e no segundo ciclo vegetativo; num ramo de pequeno e grande vigor; num ramo vertical e num ramo inclinado; numa árvore nova e numa árvore velha (KRAMER & KOZLOWSKI, 1960, 1979; WAREING, 1970; SOUSA, não publ.). Do mesmo modo que no ramo de um ano, a "dominância de gomo" não tem de corresponder necessariamente à "dominância de ramo", contrariamente ao que SMITH & WAREING (1964) generalizam a partir de ensaios em ramos de vimeiro francês, mesmo que a orientação do ramo seja vertical (BESSIS, 1965; CHAMPANHAT, 1969b; GASPAR, 1978; SOUSA, 1985, 1987).

Um tal conceito da dominância apical (ou seja, o *controlo apical* do grau de inibição dos gomos laterais no ramo do ano ou de um ano) não impede, como se discutirá quando se retomar o problema, que o tipo de ramificação não possa ser interpretado em termos de simples dominância apical; nem parece incompatível com o pretendido conceito global de *controlo apical* ao nível da copa para significar o condicionalismo do tipo de ramificação e da forma da planta, dado que, contrariamente ao que preceitua HARRIS (1983), nem sempre é inverso o grau de dominância apical no ramo do ano em crescimento e o grau de controlo apical da forma do caule.

2.4.2. OS DOIS CRITÉRIOS DE INTERPRETAÇÃO DA DOMINÂNCIA APICAL NO RAMO DE UM ANO. RELACIONAMENTO COM A ACROTONIA E A BASITONIA

No fundo da questão, o que está verdadeiramente em causa é o critério de interpretação da dominância apical nas relações com os diversos factores (entre os quais a dormência intrínseca dos gomos), que condicionam a sua expressão, grau ou intensidade. A este respeito, importa referir duas versões completamente diferentes mas complementares:

- 1^a) A mais generalizada, presente particularmente na bibliografia de expressão inglesa, considera ou sugere como grau de dominância apical o resultado global (praticamente indecomponível) da interacção da inibição correlativa com todos os factores que a favorecem ou contrariam (CHAMPANHAT, 1969a; KULASEGARAM & KATHIRAVETPILAI, 1972; KRAMER & KOZLOWSKI, 1960, 1979). Por outras palavras, a dominância apical é considerada como a expressão final da sequência dos diversos eventos fisiológicos no crescimento do ramo e parece envolver variações, dentro da árvore, no transporte de nutrientes e metabólitos, comandado hormonalmente (KRAMER & KOZLOWSKI, 1979).
- 2^a) Outra versão, adoptada sobretudo pela bibliografia francesa, minimiza a importância da dominância apical, considerando-a apenas como um dos muitos "factores de prioridades" ("préséances") entre os gomos que condicionam o abrolhamento e a ramificação (CHAMPANHAT, 1954b, 1965a, 1965b, 1969b; MENG-HORN *et al.*, 1975; CRABBÉ, 1981; CHAMPANHOL, 1984).

A importância da noção de "factores de prioridades (ou hierarquias) entre os gomos" decorre, por exemplo, do facto de ainda na sua última revisão da dominância apical PHILLIPS (1975) considerar que "todos os gomos de uma mesma planta possuem, essencialmente, igual potencial de desenvolvimento". Ora, por maior âmbito que se dê ao fenómeno "desenvolvimento", pensa-se que a afirmação raras vezes corresponderá à realidade, mesmo no caso das plantas herbáceas anuais (HUGON, 1967).

Para significar a diversidade de comportamento de um ramo lenhoso atempado e do mesmo ramo durante o ciclo vegetativo anterior, considera-se o conceito de "propriedades fixadas" no ano anterior (grau de diferenciação e natureza dos gomos, seu estado de dormência, vigor do ramo...) e o de "propriedades actuais" ou sejam as correlações estabelecidas entre os gomos e os respectivos lançamentos no decurso do novo período de actividade vegetativa em função do grau de quebra de dormência, dominância apical, vigor adquirido... (CHAMPANHAT, 1947, 1954b, 1965b; CRABBÉ, 1968).

Só perante esta versão se podem compreender certas acepções como, por exemplo, definir-se acrotonia em termos de "prioridade (préséance)" dos gomos situados na extremidade dos ramos para o abrolhamento (e para o crescimento)" – em termos que podiam servir precisamente para conceituar o fenómeno da dominância apical – e, além do mais, se afirme: "Parece difícil identificar acrotonia de abrolhamento a um mecanismo do tipo dominância apical"; "o comportamento acrótono do sarmento de videira parece ser um fenómeno muito diferente de uma inibição correlativa" (CHAMPANHOL, 1984). Pretende-se, ao cabo e ao resto, significar que o modelo de abrolhamento e de crescimento não depende unicamente da inibição correlativa – ideia esta perfeitamente contida no âmbito da dominância apical, através da noção do grau ou intensidade do processo.

Pode, porém, perante a diversidade de conceitos de dominância apical, achar-se que a nomenclatura *acrotonia*, *basitonia* e *mesotonia* se torna mais acessível, já que materializa fisicamente o resultado de todos os factores que determinam a localização do início de abrolhamento e/ou das ramificações mais vigorosas dos eixos caulinares. Sem embargo, deve ter-se presente que o conceito de acrotonia num ramo do ano em alongamento só é aplicável no caso de o ramo ter sido decapitado para significar a desinibição dos gomos laterais situados imediatamente abaixo do golpe, dando origem a uma ramificação que se diz acrótona pelo facto de o lançamento mais vigoroso se situar na extremidade, inserindo-se, porventura, num conjunto de vigor *acrópeto* (CHAMPANHAT, 1969a). Na verdade, a comprovar uma vez mais que não faz sentido chamar gomo ao meristema terminal de um ramo em crescimento, não se vê como, de tal ramo intacto, se possa falar em acrotonia de abrolhamento e de crescimento, mesmo que o ramo venha a ramificar-se lateralmente na extremidade.

Por outro lado, o conceito de basitonia de abrolhamento no caso do ramo de um ano (CHAMPANHAT, 1965b; CHAMPANHOL, 1984) não é pacífico perante o já referido princípio de que, pelo menos em caules de eixo rectilíneo, o abrolhamento se faz polarmente no sentido da base, em avanço à reactivação do câmbio, independentemente da sua orientação (MULLINS, 1965; BALDINI, 1973; HARRIS, 1983).

De acordo com esta interpretação, num ramo de ano, rectilíneo e vertical, nunca haveria basitonia de abrolhamento, mas tão somente *basitonia de ramificação*, por inversão de um estado inicial de acrotonia de abrolhamento e de crescimento, subordinado ao chamado "gradiente de vegetação", aliciantemente referido e figurado por BALDINI (1973).

No entanto, o modelo geométrico de BALDINI (l. cit.), posto que decorra do clássico conceito de polaridade, não pode ser aceite de forma tão simplista.

Embora considerado ou sugerido desde a arboricultura clássica até aos nossos dias (VÖCHTING, 1878; CUNY, cit. COUTANCEAU, 1953; BRANZANTI & RICCI, 1962; MORETINI, 1963; MENEZES, 1977; WESTWOOD, 1978) e não obstante observado em ensaios conduzidos na escola do gravimorfismo (SMITH & WAREING, 1964; WAREING, 1970), o "gradiente de vegetação" poucas vezes se verifica na prática, como sustenta CHAMPANHAT (1965b, 1969b). Ainda que a inibição basípeta seja o factor essencial da acrotonia (MENG-HORN *et al.*, 1975) isso não significa que o gradiente de inibição corresponda necessariamente a um gradiente de vegetação, uma vez que os gomos não têm todos a mesma sensibilidade à inibição. O problema insere-se, afinal, na já referida noção de "prioridades" entre os gomos.

Por outro lado, como já foi notado por CHAMPANHAT (1965b, 1969b), a acrotonia de abrolhamento pode não corresponder a uma acrotonia de crescimento, e inversamente. Assim, em varas de videira com 8 olhos, orientadas na vertical, BESSIS (1965) verificou que o abrolhamento (apreciado pela localização dos brotos mais desenvolvidos) se iniciava simultaneamente nos olhos da metade distal da vara, só mais tarde se manifestando a acrotonia de ramificação.

Pelas sugestões que oferecem, são a este respeito extremamente interessantes os ensaios preliminares realizados por GASPAS (1978), também em videiras, com diversos tipos de empa e várias cultivares, e que se espera possam ser retomados brevemente. Ao contrário do que normalmente se considera, registou-se nesses ensaios uma impressionante discordância entre os padrões de intumescimento,

de abrolhamento, da localização dos primeiros borbotos e dos posteriores crescimentos (observados até à primeira fase do pâmpano).

Considerando a modalidade que mais se aproxima do caso agora em apreço (ou seja, o comportamento dos eixos crescendo na vertical), interessa referir o comportamento das varas orientadas naturalmente, sub-erectas na parte proximal e ligeiramente encurvadas na parte distal: Para uma acrotonia⁽¹⁾ dos lançamentos (na 1ª fase de pâmpano), o início do abrolhamento ocorreu umas vezes simultaneamente ao longo da vara, outras vezes na base e só ocasionalmente na extremidade. Esta aparente inversão das zonas de início do abrolhamento e da localização dos lançamentos mais evoluídos foi a ponto de, nalguns casos, a acrotonia dos pâmpanos se ter estabelecido depois da fase de borbotos se iniciar pela base da vara.

O desencontro entre a localização do início do abrolhamento das gemas e a do rebento mais desenvolvido tem sido também observado no processo de regeneração de rizomas (MOREIRA, 1976, 1983/84).

Outro problema que se põe é o de saber até que ponto a basitonía de crescimento (ou de ramificação) tem de passar por uma fase inicial de acrotonia como (à parte o questionado "gradiente de vegetação") pretende BALDINI (1973), ou se, como afirma CHAMPANHOL (1984), invocando o caso da aveleira, o processo se pode desencadear directamente como consequência de prévia prioridade dos gomos basilares para o abrolhamento.

Os dados experimentais disponíveis respeitantes a diversos arbustos não são conclusivos. Com efeito, enquanto umas observações indicam prioridade dos olhos da base para o abrolhamento e o crescimento (CHAMPANHOL, 1965b, 1969b; WAREING, 1970), outras referem que todos os gomos de ramos inteiros de plantas dos géneros *Rubus* e *Sambucus* são capazes de se desenvolver simultaneamente a partir do Outono (MENG-HORN *et al.*, 1975), o que significará que, nestes casos, a basitonía da ramificação não implica basitonía de abrolhamento. Trata-se, portanto, de assunto que carece de melhor esclarecimento.

⁽¹⁾ Por razões agora facilmente compreensíveis, Gaspar (l.cit.) fala em "dominância apical".

3. CONTESTAÇÃO À HIPÓTESE DE UMA DOMINÂNCIA BASAL

Conquanto a bibliografia da especialidade nunca fale em *dominância basal* (no sentido inverso de dominância apical) dá por vezes sugestões nesse sentido. É, porém, fácil verificar que a ideia da dominância basal corresponde a um contra-senso fisiológico.

- 1) Referem-se casos de *dominância* das gemas (ou dos rebentos) basilares relativamente às gemas (ou aos rebentos) terminais (CHAMPANHAT, 1965b; MOREIRA, 1976, 1983/84). A ideia de "dominância basal" aqui implícita resulta, não de se pretender indicar uma inversão no sentido da inibição mas apenas a localização dos elementos que, por quaisquer circunstâncias relacionadas com as características próprias dos gomos, foram menos afectados pela inibição.
- 2) A melhor prova contra a aceitação de uma verdadeira dominância basal decorre directamente da discussão do conceito de que a dominância apical é um fenómeno polar (BONNER & GALSTON, 1952; LEOPOLD, 1964; MOREIRA, 1983/84). Na realidade, não parece que a dominância apical possa ser vista, actualmente, como fenómeno polar, no sentido de transporte basípeto, visto conhecer-se que as citocininas radiculares são, pelo menos em parte, responsáveis pela rebentação dos gomos nas perenes lenhosas (BARLOW, 1970; WAREING, 1970; RICHARDS, 1980, 1983). Equivale isto a dizer que o fenómeno da dominância apical no ramo de um ano de idade envolve primeiro um processo de desinibição, pela extremidade, e só depois um processo de inibição de sentido basípeto. Mas, se considerarmos a componente inibitória da dominância apical, a única alternativa à sua manifestação (forte ou fraca) é a sua inexistência.

Deste ponto de vista, não há, portanto, dominância basal, no sentido de inibição correlativa invertida. Pode haver, sim, é a "prioridade" dos gomos e/ou dos rebentos basilares, ou seja, a basitonia.

É neste sentido que devem ser interpretadas as afirmações de CHAMPANHAT (1965b) quando refere plantas em que o intumescimento dos gomos é acrópeto e outras em que é basípeto, indicando que essa ordem se mantém nas fases do abrolhamento e do crescimento. Isto, apesar de o mesmo autor ter apresentado em trabalho ante-

rior a doutrina de que o intumescimento dos gomos de um ramo longo é simultâneo independentemente da localização do posterior abrolhamento (CHAMPANHAT, 1949).

O facto de a dominância apical não poder ser hoje interpretada em termos de mero fenómeno polar não altera o clássico princípio da irreversibilidade da polaridade, mesmo no caso de plantas que, tendo geotropismo positivo caulinar, vivem espontaneamente invertidas (RESENDE & VIVEIROS, 1965). Os ensaios de RESENDE (1947, 1956) com *Bryophyllum* fornecem uma boa prova dessa irreversibilidade. Sem embargo, o assunto deve ser revisto a nível agronómico, quanto mais não seja para efeito de definitivo julgamento da "mergulhia invertida", desde sempre indicada como técnica de propagação (por ex. MORETINI, 1963).

4. GRAU DE DOMINÂNCIA APICAL NAS RELAÇÕES COM O NÚMERO DE LANÇAMENTOS LATERAIS

Considera-se geralmente que o número de olhos libertados abaixo da extremidade de um ramo em crescimento ou abaixo de um golpe de poda (e o respectivo número de ramificações) são, de certo modo, inversamente proporcionais ao grau da dominância apical (por ex. BARLOW, 1970). Todavia, esta forma de "medida" carece de ser revista em face da observação de que, em varas de videira orientadas na vertical, o efeito inibitório dos gomos terminais se processa sectorialmente segundo cada uma das duas geratrizes ortósticas (BESSIS, 1965; BRANAS, 1974). Tal revisão deve ter em conta três hipóteses complementares:

- 1) possível comportamento particular do sarmento da videira por falta do gomo terminal;
- 2) manifestação da dominância apical em função do tipo de divergência dos gomos (filotaxia), como, aliás, parece ser sugerido por CHAMPANHAT (1969a);
- 3) diferente expressão da dominância apical no ramo intacto e no ramo despontado.

Paralelamente com estes aspectos, deverá ser revista a doutrina, também posta para a videira, segundo a qual a distribuição

das raízes adventícias na estaca caulinar se faz em função da distribuição dos gomos (VAN DER LEK, 1925; cit. THIMANN, 1977; BESSIS, 1965; BRANAS, 1974), o que não está de acordo com outras observações (BOUARD & POUGET, 1971; ROBBINS & BURGER, 1986), referentes também à videira.

5. A QUESTÃO DA DOMINÂNCIA E DO CONTROLO APICAIS NAS RELAÇÕES COM A FORMA DA PLANTA, PARTICULARMENTE DA PLANTA LENHOSA

A dominância apical, influenciando o tipo de ramificação, afecta obviamente a forma natural da planta (BONNER & GALSTON, 1952; JANICK, 1963). Mas não é o único *factor* ou a única *componente* da forma (KRAMER & KOZLOWSKI, 1960; CHAMPANHAT, 1969a; BARLOW, 1970; CRABBÉ, 1981; MCDANIEL, 1982; HARRIS, 1983).

Quando se diz que a forma natural da planta herbácea é relativamente fácil de interpretar em termos de mera dominância apical, está-se esquecendo o caso das plantas vivazes rizomatosas, cujo processo de ramificação é extremamente complexo e profundamente influenciado pela dormência (MOREIRA, 1967, 1983/84).

No que concerne aos vegetais lenhosos, os conhecimentos adquiridos referem-se essencialmente aos dois hábitos de ramificação mais comuns nas espécies florestais: o hábito de ramificação *eskorrente* ("excurrent" em inglês), dando origem a uma copa de forma cónica; e o hábito de ramificação *decorrente* (do inglês "decurrent"), originando uma copa de forma arredondada (por ex. KRAMER & KOZLOWSKI, 1960).

A tal respeito, KOZLOWSKI (1964) e KRAMER & KOZLOWSKI (1979) associam o hábito da ramificação *eskorrente* a *forte* dominância apical e o de ramificação *decorrente* a *fraca* dominância apical.

Uma primeira crítica a esta interpretação está implícita na contradição contida no próprio mencionado livro de KRAMER & KOZLOWSKI (1979), quando, por um lado, se apresenta a referida doutrina em relação à forma da copa e, por outro lado, se segue ZIMMERMAN & BROWN (1971) para considerar, *logicamente*, como manifestação de *forte* dominância apical os estreitos ângulos de inserção das ramificações (característicos das copas de crescimento *decorrente*), e de

fraca dominância apical os ângulos abertos (característicos das copas de crescimento escorrente).

Daqui que pareça correcta a interpretação inversa, ou seja, *fraca* dominância apical nas copas de ramificação escorrente e *forte* dominância apical nas copas de ramificação decorrente (BROWN *et al.*, 1967; HARRIS, 1983; FORD, 1985). Tem de reconhecer-se, porém, como já anotámos no ponto 2.4, que esta doutrina continua a ser polémica, quer do ponto de vista fisiológico, quer do ponto de vista terminológico. Com efeito:

- Restringe a noção de dominância apical ao ramo do ano corrente, quando a mesma expressão é também utilizada para significar o efeito da "dormência prolongada" nos climas de limitado arrefecimento (SAURE, 1985).
- Reserva o conceito de "controlo apical" para designar a entidade que regula o crescimento relativo do ramo de prolongamento e suas ramificações laterais, quando a noção de controlo apical continua a ser utilizada no sentido da própria dominância apical (LANGENHEIM & THIMANN, 1982; TING, 1982).
- Adentro destas restrições, põe em conflito *dois conceitos* de dominância apical e de controlo apical. Assim, enquanto numa versão a dominância apical é vista, simultaneamente, em termos de inibição dos gomos laterais e do crescimento das ramificações (BROWN *et al.*, 1967; HARRIS, 1983); noutra, limita-se a noção de dominância apical ao grau de inibição dos gomos, atribuindo ao efeito do controlo apical o grau de inibição do alongamento das ramificações no ramo do ano corrente e no ramo do ano anterior (FORD, 1985).
- A interpretação material das duas versões não é coincidente para o caso da copa arredondada: enquanto BROWN *et al.* (l. cit.) e HARRIS (l. cit.) configuram para o ramo do segundo ano um lançamento terminal de menor vigor que os lançamentos laterais (a sugerir desencontro entre dominância de gomo e dominância de ramo), o que, efectivamente, justifica a formação de uma copa arredondada, FORD (l. cit.) esquematiza para esse ramo (do segundo ano) uma resposta de vigor crescente no sentido da extremidade, ou seja, acrópeto (a sugerir correspondência entre dominância de gomo e dominância de ramo), indiciando, portanto, uma copa esguia em vez de arredondada.

- O princípio de que são inversos os graus de dominância apical e de controlo apical (HARRIS, 1983) não pode ter aceitação geral. É o caso das plantas de caules não ramificados, cujo exemplo clássico é o bambu, tidos na terminologia habitual como manifestação de *dominância apical absoluta* (BONNER & GALSTON, 1952; JANICK, 1963). Falar aqui em *forte* "controlo apical" equivale a dizer que se *manteve* a *forte* dominância apical (do ramo do ano anterior). Da mesma maneira que a ideia de *forte* controlo apical no caso do hábito de ramificação escorrente se poderá interpretar em termos de *manutenção* da *fraca* dominância apical; e a de *fraco* controlo apical em termos de enfraquecimento da dominância apical.
- O binómio "dominância apical" – "controlo apical" parece não fazer sentido no caso do tronco colunar das palmeiras onde não existem gomos laterais (HARRIS, 1983) e no caso das plantas que, como a videira, perdem o vértice vegetativo apical no fim do primeiro período de actividade vegetativa.
- A atribuição do gradual enfraquecimento do lançamento terminal em relação aos lançamentos laterais (ou seja, a falta de correspondência entre a dominância de gomo e a dominância de ramo nos eixos de um ano) ao efeito da dormência fisiológica (BROWN *et al.*, 1967), não é facilmente conciliável com o facto de os gomos apicais serem menos exigentes em frio do que os gomos laterais (SAURE, 1985).

Não se conhece nenhuma resposta em torno dos pontos questionados. Em vez dela, assiste-se, paradoxalmente, à reposição da tese que considera como manifestação de *forte* dominância apical a formação de um eixo bem desenvolvido do qual nascem ramos laterais menos vigorosos (WAREING, 1970; TING, 1982).

Assim WAREING (l. cit.), aludindo pontualmente à revisão de BROWN *et al.* (l. cit.) e fazendo notar a diferença que pode existir entre a forma do estado juvenil e a do estado adulto da árvore de origem seminal (que é o caso da maior parte das espécies florestais), afirma:

"Nos estados jovens de muitas árvores, há uma marcada dominância apical – um eixo principal fortemente desenvolvido, crescendo na vertical e do qual nascem ramificações laterais. Semelhante dominância pode, claro está, ser vista no ramo do ano corrente, cujos gomos laterais podem ser parcial ou completamente inibidos

pelo gomo apical principal. Temos visto, contudo, que à medida que a árvore avança na idade, não só há um reduzido crescimento anual mas também uma perda de dominância apical, de tal modo que, na árvore completamente madura, o sistema ramoso periférico não mostra quaisquer guias reconhecíveis. Assim, a forma arredondada de muitas árvores deve ser atribuída a perda de dominância apical com a idade”.

Poderá dizer-se, em defesa da tese de BROWN *et al.* (1967), que o que se perdeu foi o “controle apical” mas, dentro da mesma tese, ter-se-ia de admitir não a *perda*, mas sim o *aumento* da dominância apical no ramo do ano corrente, o que parece absurdo.

De resto, contrariando também a interpretação de Brown e colaboradores, Wareing atribui o hábito de crescimento decorrente das espécies arbustivas e arbóreas de copa larga à formação dos ramos a partir da base da planta, o que sugere correlação com *fraca* dominância apical nos ramos de um ano.

Como conciliar escolas aparentemente antagônicas?

O antagonismo radica, como não podia deixar de ser, no já referido problema de terminologia e assenta fundamentalmente em três pontos:

- Âmbito de aplicação do conceito de dominância apical: exclusivamente ao ramo do ano corrente (BROWN *et al.*, 1967); aos ramos do segundo e do ano corrente (WAREING, 1970).
- Particularização (BROWN *et al.*, 1967) ou não particularização (WAREING, 1970) do conceito de “controle apical”.
- Critério de apreciação do grau de dominância apical: em função do grau de inibição (ou desinibição) dos gomos laterais (BROWN *et al.*, 1967); em função do vigor do lançamento terminal do ramo ou do caule principal da planta (WAREING, 1970), com base na corrente observação de que, num ramo retilíneo e vertical, a “dominância de gomo” se manifesta por uma “dominância de ramo” (SMITH & WAREING, 1964), o que pode não acontecer como referimos no ponto 2.4.1, nomeadamente no caso do hábito da ramificação escorrente.

É óbvio que o estabelecimento de uma forma cônica de ramificação escorrente pressupõe a fácil ramificação do ramo do ano corrente e, portanto, uma *fraca* dominância (ou um *fraco* controle apical) nesse ramo. Não há lugar para falar em dominância apical nos ramos do segundo ano pela simples razão de não terem ficado

neles, praticamente, gomos quiescentes ou dormentes. Mas pode falar-se em controlo apical no sentido de que se manteve o tipo de ramificação (basítona) observado no ramo do primeiro ano.

Quando se diz que uma tal estrutura está associada a *forte* dominância apical (KOZŁOWSKI, 1964; WAREING, 1970; KRAMER & KOZŁOWSKI, 1979) está-se referindo, não o grau de inibição dos olhos laterais (fraco por definição), mas sim a "dominância", "predomínio" ou "prioridade" do eixo central e da sua "guia" ou "flecha" sobre as ramificações laterais, mais fracas e sub-horizontais. Esta "dominância" é bem evidente na maior parte das Coníferas, nomeadamente nas Araucárias, e mesmo nalgumas espécies de folha larga: *"Quando o ápice se destrói ou sofre danos sérios, um ou mais (muitas vezes todos) ramos laterais que se originam no nó ou nos nós imediatamente abaixo do ápice tomam gradualmente uma posição ascendente em resultado dum maior crescimento das suas partes inferiores relativamente às partes superiores. Estes ramos podem assumir uma posição aproximadamente vertical."*

"O subsequente crescimento vertical da árvore realiza-se a partir destes ramos reorientados. A manutenção do crescimento mais ou menos horizontal dos ramos laterais em árvores não danificadas resulta, obviamente, de um certo controlo (sic) pela região de crescimento apical" (MEYER *et al.*, 1973). Dado que a dominância apical é também um controlo apical no ramo do ano corrente e no ramo de ano (quando ficarem gomos quiescentes ou dormentes), poderemos, como ficou sugerido atrás, chamar "controlo apical geral" ao controlo do ápice vegetativo principal no tipo de ramificação.

É mais difícil tomar posição perante as interpretações que relacionam o hábito de ramificação decorrente, característico das copas arredondadas, com a dominância apical (*fraca* dominância ou *fraco* controlo no sentido da ausência, natural ou provocada, de uma guia ou flecha pela substituição de ramos laterais a partir da base da planta (KOZŁOWSKI, 1964; WAREING, 1970; KRAMER & KOZŁOWSKI, 1979; TING, 1982); *forte* dominância apical nos ramos do ano correntes \times *fraco* controlo apical na forma da copa (BROWN *et al.*, 1967; HARRIS, 1983); *forte* dominância apical em relação aos gomos do ano corrente \times *fraco* controlo apical no alongamento das ramificações (FORD, 1985)). Na verdade, vários casos levam a supor que este tipo de ramificação, contrariamente ao que acontece com o tipo de ramificação escorrente, não pode relacionar-se de maneira unívoca com o grau de dominância apical, seja qual for o critério de apre-

ciação desta.

Um bom exemplo está no comportamento da maceira quanto à capacidade natural de emissão de "ramificações antecipadas" ("feathers", ingl.) na chamada *vareta* ("maiden") ou seja a planta com um ano de enxertia (BARLOW, 1970; BALDINI, 1973; LUCKWILL, 1981; CASTRO, 1987a). Ao passo que nalgumas cultivares, como na "Worcester Pearmain", a vareta manifesta *forte* dominância apical no ramo do ano corrente e só raramente produz ramificações antecipadas, fazendo lembrar a fase inicial do estabelecimento do hábito decorrente; noutras cultivares, como sucede na "Cox's Orange Pippin", a vareta emite ramificações antecipadas ao longo de todo o seu eixo, originando uma ramificação do tipo basítono, que lembra a fase inicial do hábito de crescimento escorrente (vd. LUCKWILL, 1981, p. 41, em confronto com Harris, 1983, p. 36).

Não conhecemos estudos sobre a estrutura natural das copas das árvores correspondentes aos dois referidos casos (sem intervenção da poda, que, como se sabe, é uma componente da forma da copa - BARLOW, 1970). Mas ensaios conduzidos nas duas mencionadas cultivares em varetas/M2, seleccionadas pela sua uniformidade, e às quais se suprimiram as eventuais ramificações antecipadas (porventura em maior número no caso da "Cox's Orange Pippin"), mostraram o mesmo tipo de ramificação no final do segundo período de actividade vegetativa (MULLINS, 1965). O que equivale a dizer que os dois casos resultaram de *fraca* dominância apical nos ramos do segundo ano, no sentido de ausência de um lançamento terminal prioritário em relação às ramificações laterais (KOZLOWSKI, 1964; WAREING, 1970; KRAMER & KOZLOWSKI, 1979; TING, 1982); ou que um deles resultou de *forte* dominância apical no ramo do ano corrente e *fraco* controlo apical no ramo do segundo ano, e o outro de *fraca* dominância apical nos ramos do ano e *também* de *fraco* controlo apical no ramo do segundo ano, o que é contrário à própria doutrina baseada na distinção entre dominância apical e controlo apical (BROWN *et al.*, 1967; HARRIS, 1983; FORD, 1985).

Por outro lado, parece difícil contestar as observações que associam o hábito decorrente, particularmente nos arbustos, à formação de novos ramos a partir da base da planta por motivo de *fraca* (ou enfraquecida) dominância apical no vértice principal (WAREING, 1970; TING, 1982); ou à acentuada basitonía de abrolhamento e de crescimento nos ramos de um ano (CHAMPANHAT, 1965a; CHAMPANHOL, 1984).

Por fim, não é fácil harmonizar estes factos e estas interpretações com a verificação experimental de que a acentuada acrotonia dos sarmentos de um ano em videiras não podadas conduz a formas arredondadas (BESSIS, 1965; CHAMPANEOL, 1984).

Estas são algumas das questões que têm de ser revistas, primeiro em termos de factos e só depois em termos de nomenclatura.

É de crer que o problema da dominância apical nas relações com a forma da copa tenha sido empolado em consequência da discussão em torno dos dois hábitos extremos de ramificação, que conduzem à forma tipicamente cónica e à forma tipicamente arredondada. Ora, a forma natural da copa não se confina a estes dois modelos, como é claramente ilustrado em McDANIEL (1982). A dominância apical é apenas um dos vários factores da forma da copa, que, além do mais, pode variar com a idade da planta e a própria distribuição dos gomos (filotaxia) (McDANIEL, 1982; HARRIS, 1983). A forma "chorão" (McDANIEL, l. cit.) pouco tem a ver com a dominância apical, já que é uma modificação dela por efeito da gravidade (gravimorfismo).

AGRADECIMENTOS

O autor está grato a todas as pessoas que de qualquer maneira contribuíram para a realização deste trabalho. Ora pelo estímulo à iniciativa, sugestão e empréstimo de bibliografia, ora pela cedência de dados experimentais, ora pela leitura crítica de partes do manuscrito, são devidos agradecimentos especiais ao Prof. cat. Dr. João Manuel Santos Pereira, ao quadro de investigação do Departamento de Botânica do ISA, nomeadamente à Prof. aux. Dra. Sara Amâncio, ao Prof. aux. Dr. Rogério Neves de Castro e à Assistente Maria Teresa Franco de Barros.

As versões inglesa e francesa do Resumo ficam-se devendo à colaboração, respectivamente, do Prof. cat. jubilado Artur Vasco Garcia e do saudoso Engenheiro Viriato de Sousa Campos, entretanto falecido.

BIBLIOGRAFIA

- ABBOTT, D.L. (1970) — *The role of bud scales in morphogenesis and dormancy of the apple fruit bud*. In "Physiology of Tree Crops" (Ed. L.C. Luckwill & C.V. Cutting), pp. 65-82, Academic Press, London and New York.
- BALDINI, E. (1973) — *Arboricoltura*, Cooperativa Libreria Universitaria, Bologna.
- BARLOW, H.W.B. (1970) — *Some aspects of morphogenesis in fruit trees*. In "Physiology of tree crops" (Ed. L.C. Luckwill and C.V. Cutting), pp. 25-43, Academic Press, London and New York.
- BESSIS, R. (1965) — *Recherches sur la fertilité et les corrélations de croissance entre bourgeons chez la vigne (*Vitis vinifera* L.)*, Thèse Doct. Sci. Nat., Dijon.
- BONNER, J. & GALSTON, A.W (1952) — *Principles of Plant Physiology*, W.H. Freeman & Company, San Francisco.
- BOUARD, J. & POUGET, R. (1971) — *Physiologie de la croissance et du développement*. In "Sciences et techniques de la vigne" (J. Ribereau-Gayon & E. Peynaud, 1971), Tome 1: 329-413, Dunod, Paris.
- BRANAS, J. (1974) — *Viticulture*, Imprimerie Déhan, Montpellier.
- BRANAS, J., BERNON, G. & LEVANDOUX, L. (1946) — *Éléments de viticulture générale*, Ec. nation. Agric., Montpellier.
- BRANZANTI, E.C. & RICCI, A. (1962) — *Manuale pratico di frutticoltura*, 3^{ed.}, Edizioni Agricole, Bologna.
- BROWN, C.L., McALPINE, R.G. & KORMANIK, P.P. (1967) — Apical dominance and form in woody plants: A reappraisal, *Amer. J. Bot.*, 54(2): 153-162.
- BUGNON, F. & BESSIS, R. (1968) — *Biologie de la vigne. Acquisitions récentes et problèmes actuels*, Mason et Cie., Paris.
- CALDEIRA, G.C.N. (1979) — Auxins in apical dominance, *Agronomia Lusit.*, 39(2-3): 195-221.
- CASTRO, R. (1987a) — Comunicação pessoal.
- CASTRO, R. (1987b) — *Condução de fruteiras lenhosas*, Jornadas Frutícolas, 5 e 6 de Maio de 1987, Alcobaça.

- CHAMPANHAT, P. (1947) — Les principes généraux de la ramification des végétaux ligneux, *Rev. Hort.*, 30: 335-341.
- CHAMPANHAT, P. (1949) — *La taille des arbres fruitiers*, La Maison Rustique, Paris.
- CHAMPANHAT, P. (1954a) — Recherches sur les "rameaux anticipés" des végétaux, *Rev. cytol. Biol. Veg.*, 15: 1-51.
- CHAMPANHAT, P. (1954b) — Les correlations sur le rameau d'un an des végétaux ligneux, *Phyton*, 4: 1-102.
- CHAMPANHAT, P. (1965a) — Quelques caractères de la ramification du rameau d'un an de végétaux ligneux, *C.R. 96^e Congr. Soc. Pomol. Fr.*, 9-33.
- CHAMPANHAT, P. (1965b) — *Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons: dominance apical et phénomènes analogues*, Encyclopedia of Plant Physiol., XV (1): 1106-1164, W. Ruhland ed., Springer, Berlin.
- CHAMPANHAT, P. (1969a) — *Croissance, morphogenèse et développement*. In "Biologie végétale", Tome III - Croissance, Morphogenèse, Reproduction (p. Champanhath, P. Ozenda & P. Baillaud), Masson et C^{ie}, Paris.
- CHAMPANHAT, P. (1969b) — La notion de facteurs de préséances entre bourgeons, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 116: 323-348.
- CHAMPANHAT, P., LAVARENE, S. & BARNOLA, P. (1975) — Corrélations entre bourgeons et intensité de la dormance sur le rameau de l'année pour quelques végétaux ligneux en repos apparent (Note), *C.R. Acad. Sci. Paris*, 1, 280 (21 Mai).
- CHAMPANHOL, F. (1984) — *Éléments de physiologie de la vigne et de Viticulture générale*, Montpellier.
- COGGINS JR., C.W. & HIELD, H.Z. (1968) — *Plant-grow regulators*. In "The Citrus Industry" (eds. W. Reuther, L.D. Batchelor, and H.J. Weber), Vol. II, pp. 371-389, Univ. of California Press, Berkeley.
- COUTANCEAU, M. (1953) — *Arboriculture fruitière*, Librairie J.B. Baillière et Fils, Paris.
- CRABBÉ, J.J. (1968) — Évolution annuelle de la capacité intrinsèque de debourrement des bourgeons sucessifs de la pousse de l'année chez le pommier et le poirier, *Bull. Soc. roy. Bot., Belgique*, 101: 187-194.

- CRABBÉ, J.J. (1981) — The interference of bud dormancy in the morphogenesis of trees and shrubs, *Acta Hort.*, 120: 167-172.
- DOORENBOS, J. (1953) — Review of the literature on dormancy in buds of woody plants, *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen*, 53: 1-24.
- FORD, E.D. (1985) — *Branching, crown structure and the control of timber production*. In "Attributes of trees as crop plants" (ed. M.G.R. Cannelle & J.E. Jackson), pp. 228-252, Institute of Terrestrial Ecology, Monks Wood, Huntingdon, U.K.
- GASPAR, J.A.P. (1978) — *Relatório de actividade de bolseiro do INIC*, (ao cicl.), I.S.A., Lisboa.
- GOURLEY, J.H. & HOWLETT, F.S. (1941) — *Modern fruit production*, The Macmillan Company, New York.
- HACKETT, W.P. (1985) — Juvenility, maturation and rejuvenation in woody plants, *Horticultural Reviews*, 7: 109-155.
- HARRIS, R.W.P. (1983) — *Arboriculture. Care of trees, shrubs, and vines in Landscape*, Prentice - Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- HARRISON, M.A. & KAUFMAN, P.B. (1984) — The role of hormone transport and the metabolism in apical dominance in oats, *Bot. Gaz.*, 145(3): 293-297.
- HARTMAN, H.T., FLOCKER, W.J. & KOFRANEK, A.M. (1981) — *Plant Science. Growth, development and utilization of cultivated plants*, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- HUGON, E. (1967) — Observations sur la ramification et les corrélations d'inhibition entre bourgeons chez le pois chiche, *Cicer arietinum* L., *Rev. gen. Bot.*, 74: 251-272.
- JANICK, J. (1963) — *Horticultural Science*, W.H. Freeman and Company, San Francisco and London.
- KOZŁOWSKI (1964) — Shoot growth in woody plants, *Bot. Rev.*, 30: 335-392.
- KRAMER, P.J. & KOZŁOWSKI, T.T. (1960) — *Physiology of trees*, McGraw-Hill Book Co., New York.
- KRAMER, P.J. & KOZŁOWSKI, T.T. (1979) — *Physiology of wood plants*, Academic Press, New York - San Francisco - London.
- KULASEGARAM, S. & KATHIRAVETPILAI, A. (1972) — Effects of nutrition and hormones on growth and apical dominance in tea (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze), *J. Hort. Sci.*, 47(1): 11-24.

- LANGENHEIM, J.H. & THIMANN, K.V. (1982) — *Grow and development and their control*. In "Botany", pp. 160–178, John Wiley & Sons, New York.
- LARSON, R.A. (ed) (1980) — *Introduction to Floriculture*, Academic Press, New York, London, Toronto, Sydney, San Francisco.
- LEOPOLD, A.C. (1964) — *Plant growth and development*, McGraw-Hill Book Company, New York, San Francisco, Toronto, London.
- LUCKWILL, L.C. (1981) — *Grow regulators in crop production*, Studies in Biology nº129, Edward Arnold, London.
- MCDANIEL, C.L. (1982) — *Ornamental Horticulture*, Reston Publishing Company, A Prentice-Hall Company, Rest Virginia.
- MENEZES, A.M.S. (1977) — *A poda em fruticultura*, Livraria Sá da Costa, Lisboa.
- MENG-HORN, C., CHAMPANHAT, P., BARNOLA, P. & LAVARENNE, S. (1975) — L'axe caulinaire, facteur de préséances entre bourgeons, sur le rameau de l'année du *Rhamnus frangula* L., *Physiol. Vég.*, 13(3): 335–348.
- MEYER, B.S., ANDERSON, D.B. & BÖHING, R.H. (1965) — *Introdução à Fisiologia Vegetal*, Trad. C.J. Rodrigues Junior, Ed. Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa.
- MEYER, B., ANDERSON, D., BÖHING, R. & FRATIANE, D. (1973) — *Introdução à Fisiologia Vegetal*, 2ªed., Trad. Sara Amâncio, Artur R. Teixeira, C. Pinto Ricardo, Álvaro M. Santos, Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa.
- MOLISH, H. (1945) — *Fisiologia Vegetal*, 6ªed., Trad. E. Guinea, Editorial Labor, S.A., Barcelona, Madrid, Buenos Aires, Rio de Janeiro.
- MOREIRA, I. (1976) — *Aspectos da biologia de infestantes rizomatosas *Cynodon dactylon* (L.) Pers. e *Panicum repens* L.*, Tese de Doutoramento, Univ. Téc. Lisboa (Mimeografado).
- MOREIRA, I. (1983-84) — Implicações da dominaância apical dos rizomas no controlo das infestantes, *Anais Instituto Superior de Agronomia*, 41: 359–378.
- MORETINI, A. (1963) — *Frutticoltura generale e speciale*, Ramo Editoriale degli Agricoltore, Roma.
- MULLINS, M.G. (1965) — The gravitational responses of young apple trees, *J. Hort. Sci.*, 40(3): 238–247.

- MYERS, S.C. & FERREE, D.C. (1983) — Influence of Summer pruning and tree orientation on net photosynthesis, transpiration, shoot growth, and dry-weight distribution in young apple tree, *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 108(1): 4-9.
- PHILLIPS, I.D.J. (1975) — Apical dominance, *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 26: 341-367.
- POINCELOT, R.P. (1980) — *Horticulture: Principles and practical applications*, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- POUGET, R. (1963) — Recherches physiologiques sur le repos végétatif de la vigne, *Ann. Amel. Plant (INRA)* (hors serie), 247 p.
- RESENDE, F. (1947) — Suculentas Africanas VI - A luz, factor determinante de polaridade na planta adulta, *Bol. Soc. Brot.*, 21: 53.
- RESENDE, F. (1956) — Enraizamento de *Rubus* pelo obscurecimento dos vértices caulinares terminais, *Bol. Soc. Portug. Ciências Naturais*, 6: 237.
- RESENDE, F. & VIVEIROS, A. (1965) — Uma espécie de Alôe mostrando geotropismo positivo do "vértice" terminal do caule, *Revista de Biologia*, Lisboa, 5(1-2): 23-29.
- RICHARDS, D. (1980) — Root-shoot interactions: effects of cytokinin applied to the root and or shoot of apple seedling, *Scientia Hort.*, 12: 143-152.
- RICHARDS, D. (1983) — The grape root systems, *Horticultural Reviews*, 5: 127-168.
- ROBBINS, J. & BURGER, D. (1986) — Propagating California wild grape, *California Agriculture*, 40(516): 9-10.
- SALISBURY, F.B. & ROSS, C.W. (1978) — *Plant Physiology*, 2ªed., Wadsworth Publishing, Belmont, California.
- SAURE, M.C. (1985) — Dormancy release in deciduous fruit trees, *Horticultural Reviews*, 7: 239-300.
- SMITH, H. & WAREING, P.E. (1964) — Gravimorfism in trees. 2. The effect of gravity on bud-break in osier willow, *Ann. Bot., N.S.*, 28(110): 283-295.
- SOUSA, L.O.M. COSTA E (1977-78) — *Ciclos biológicos e culturais*, Ed. Cadeira de Horticultura e Arboricultura, I.S.A. (Mimeografado).
- SOUSA, L.O.M. COSTA E (1978) — *Terminologia dos gomos*, Ed. Cadeira de Horticultura e Arboricultura, I.S.A. (Mimeografado).

- SOUSA, L.O.M. COSTA E (1985) — *Colecções ampelográficas do ISA (com a colaboração do sector de Viticultura e Ampelografia). Curso de ampelografia e sinonímia das variedades de videira*, Instituto de Gestão e estruturação Fundiária - Divisão de Cadastro Vitícola: 38-56.
- SOUSA, L.O.M. COSTA E (1987) — *O gravimorfismo em fruteiras lenhosas caducifólias. I - Crítica à doutrina da irreversibilidade da inicial manifestação da acrotonia* (Em preparação), Sumário in CASTRO (1987b).
- THIMANN, K.V. (1937) — On the nature of inhibitions caused by auxin, *Am. J. Botany*, 24: 407-412.
- THIMANN, K.V. (1972) — *The natural plant hormones*. In "Physiology. A Treatise" (ed. F.C. Steward), vol. VI B: 1-365, Academic Press, New York and London.
- THIMANN, K.V. (1977) — *Hormone action in the whole life of plants*, The University of Massachusetts Press, Amherst.
- TING, I.P. (1982) — *Plant Physiology*, Addison - Wesley Publishing Company, California, London.
- VASCONCELLOS, J.C. (1969) — *Noções sobre a morfologia externa das plantas superiores*, 3ªed., Ministério da Economia, D.G.S.A., Lisboa.
- VÖCHTING, H. (1978) — *Über Organbildung im Pflanzenreich*, Max Cohen u. Sohn Verlag, Bonn. 258 pp. (cit. Molish, 1945 e Leopold, 1964).
- WAREING, P.F. (1970) — *Growth and its coordination in tree*. In "Physiology of tree crops" (ed. L.C. Luckwill & C.N. Cutting), pp. 1-21, Academic Press, London e New York.
- WAREING, P.F. & NASR, T.A. (1958) — Gravimorphism in trees. Effects of gravity on growth, apical dominancy and flowering in fruit trees, *Nature*, London, 182: 379.
- WAREING, P.F. & NASR, T.A. (1961) — Gravimorphism. I. Effects of gravity on growth and apical dominance in fruit trees, *Ann. Bot.*, 25: 321-340.
- WESTWOOD, M.N. (1978) — *Temperate-zone pomology*, W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- WILLIAMS, R.R., EDWARDS, G.R. & COOMBE, B.C. (1979) — Determination of the pattern of winter dormancy in lateral buds of apples, *Ann. Bot.*, 44: 575-581.

YOUNG, R. (1970) — Induction of dormancy and cold hardiness of Citrus, *Hort. Science*, Cit. Saure (1985), 5: 411-413.

ZIMMERMAN, M.H. & BROWN, C.L. (1971) — *Trees: Structure and function*, Spring-Verlag, New York.